Aus dem zoologischen Institut München.

Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von Hydra.

(Hiezu 11 Textfiguren.)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

verfasst und einer

Hohen philosophischen Fakultät (II. Sektion)

der

Kgl. Bayr. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt am 28. November 1907

von

A. Krapfenbauer
aus Nürnberg.

München 1908.
K. Hof- und Universitäts-Buchdruckerei von Dr. C. Wolf & Sohn.

Aus dem zoologischen Institut München.

Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von Hydra.

(Hiezu 11 Textfiguren.)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

verfasst und einer

Hohen philosophischen Fakultät (II. Sektion)

der

Kgl. Bayr. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt am 28. November 1907

von

A. Krapfenbauer
aus Nürnberg.

ACAD.
LUDOVIC.
BIBL.

München 1908.
K. Hof- und Universitäts-Buchdruckerei von Dr. C. Wolf & Sohn.

Inhalt.

Seite

1. **Historisches** 5

2. **Das Untersuchungsmaterial** 7
   a) Farbe 7
   b) Tentakel 8
   c) Gonochorismus 9
   d) Stiel 9
   e) Das Ausgangsmaterial 10

3. **Die Gesetze der Knospung** 11

4. **Beschreibung der Kulturen und Experimente bis zur Bildung der Geschlechtsprodukte** 17
   a) Die Stammkultur 18
   b) Die Zweigkulturen 20
      aa) Die Zimmerhungerkulturen 21
      bb) Die Kältekulturen 26
   c) Zusammenfassung und Besprechung der Resultate 30

5. **Verhalten der Versuchstiere nach Ablauf der Geschlechtsperiode** 35

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548322_0124

1. Historisches.

Hydra, der Armpolyp des Süsswassers, wurde im Jahre 1701 von Leuwenhock entdeckt, geriet dann wieder in Vergessenheit, bis im Jahre 1744 der Genfer Trembley in seinen „Memoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polyp d'eau douce à bras en forme de corns" und bald darauf Rösel von Rosenhof in seinen „Insektenbelustigungen" in naturwissenschaftlichen Kreisen von neuem die Aufmerksamkeit auf Hydra lenkten. Seitdem ist das Interesse für diesen Cölenteraten ein dauerndes geblieben. Nicht nur in systematischer Hinsicht, auch seine Vermehrungsweise wurde eingehend erforscht und zuerst von Trembley und Rösel genau beobachtet und beschrieben.

Bald allgemein bekannt war bei Hydra die ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospen und die Fortpflanzung durch Eier. Sowohl Trembley als auch Rösel erwähnen eine freiwillige Teilung, einen Vorgang, welchen ebenso Laurent beobachtet haben wollte. Von späteren Forschern wurde jedoch eine derartige Vermehrungsweise nie wieder gesehen und auch Nussbaum, welcher sich eingehend mit der Teilbarkeit der lebendigen Materie beschäftigt hat, erwähnt kein solches Vorkommnis bei Hydra. Laurent erzielte sie künstlich. Er umschlang Hydra mit einem feinen Haar, jedoch so locker, dass eine Einschnürung nicht entstand. War demnach die Vermehrung von Hydra auf ungeschlechtlichem Wege schon den ältesten Forschern bekannt, so wurde erst im Jahre 1766 das Auskriechen junger Polypen aus Eiern zum erstenmal sicher festgestellt und von Ehrenberg 1836 von neuem bestätigt. Letzterer war es auch, welcher die schon früher bekannten Anschwellungen bei den Süsswasserpolypen als Hoden näher

beschrieben, während Laurent im Jahre 1844 sich noch der Ansicht früherer Forscher anschliessend, dieselben für krankhafte Erscheinungen angesehen hat. Laurent teilte auch die Ansicht Trembleys und Rösels, nach welcher sich die Eier von Hydra ohne vorhergehende Befruchtung entwickeln würden. Seitdem nun Ehrenberg die Entstehung aus dem Ei definitiv nachgewiesen und Ecker auch ausführlich darüber berichtet hat, haben später Kleinenberg (1872) und Brauer (1891) sich mit der Entwicklungsgeschichte von Hydra eingehend beschäftigt und ihre Beobachtungen veröffentlicht.

Was die Unterscheidung verschiedener Arten von Hydra anlangt, so herrscht auch heute noch grosse Verwirrung in der Benennung, auf welche näher einzugehen nicht der Zweck vorliegender Arbeit ist. In Kürze will ich jedoch bei dieser Gelegenheit darauf hinweisen, dass Linné, Haacke und Asper, sich älteren Forschern anschliessend, den Unterschied der Farbe, Jickeli die Grösse der Nesselkapseln und Brauer die Form und Ablage der Eier zu Speziesbenennung verwendet haben.

Downing hat in seiner Abhandlung „The Spermatogenesis of Hydra" für Hydra fusca eine getrennt geschlechtlich vorkommende Form aufgestellt, welche er zum Unterschiede der hermaphroditischen Art, bei welcher er die Benennung fusca beibehält, mit dioecia bezeichnet hat.

Dieses Verfahren billigt Hertwig in seinen vorläufigen Mitteilungen über gegenwärtige Arbeit nicht. Er sagt: „Wir wissen noch zu wenig ob Hermaphroditismus oder Gonochorismus immanente Charaktere der verschiedenen Hydraarten sind, oder nicht die Konsequenzen ihrer Existenzbedingungen im weitesten Sinn des Wortes, so dass je nach der Einwirkungsweise derselben hermaphrodite, männliche und weibliche Individuen entstehen würden." Nicht nur rein männliche, auch rein weibliche Tiere wurden von Brauer, Nussbaum, Kleinenberg, Asper und auch anderen Hydraforschern gelegentlich beobachtet.

Ich selbst hatte im Winter 1904/05 Gelegenheit, in Kulturen des Herrn Geheimrates Professor Dr. R. Hertwig rein

weibliche Tiere mit 1—2 Eiern zu sehen. Zoja hält das Vorkommen getrennt geschlechtlicher Hydren für Ausnahmen.

2. Das Untersuchungsmaterial.

Der Zweck vorliegender Arbeit war, zu untersuchen, ob durch Änderung der äusseren Bedingungen Hydra zu geschlechtlicher Fortpflanzung veranlasst werden kann, ähnlich wie dies Hertwig und Prandtl, später auch Poppoff in ihren Protozoenkulturen bereits gelungen ist. Bei Führung der hierauf zielenden Kulturen ergaben sich noch Beobachtungen in Bezug auf Knospung, auf welche ich später zurückkommen werde. Diese Beobachtungen scheinen mir um so mehr erwähneswert, als wir trotz der vielen entwicklungsgeschichtlichen, anatomischen und experimentellen Untersuchungen, welche über Hydra erschienen sind, über Knospung und Geschlechtsentwicklung noch sehr unvollkommen orientiert sind.

Den zu meinen Untersuchungen verwandten Süsswasserpolypen werde ich provisorisch deshalb, weil die Systematik der Hydren noch nicht völlig geklärt ist (siehe darüber die Auseinandersetzungen von Jickli, Brauer, Nussbaum, Downing, Asper, Haacke u. s. w.), mit Hydra fusca L. bezeichnen und füge zur genauen Charakteristik noch folgendes bei.

a) Farben.

Die Farbe der Tiere war ein lichtes Graubraun; dieselbe war jedoch Veränderungen zugänglich, je nach den Kulturbedingungen, unter denen die Tiere sich befanden. In Kältekulturen wurden die Tiere nicht nur dunkler, manche derselben bekamen ein tief kaffeebraunes, andere ein nahezu ziegelrotes Aussehen. Zimmerkulturen, welche anfangs eine dunklere Farbe bekamen, wurden später wieder heller. Eine im Zimmer gehaltene Hungerkultur in die Kälte versetzt und wieder gefüttert, bekam zuletzt eine vollständig helle, an Ledergelb erinnernde Farbe. Die Dauer der Kultur scheint demnach auf die Tiere denselben Einfluss ausgeübt zu haben, wie solchen

Hertwig bereits bei Actinosphaerium nachgewiesen hat. Hertwig zieht hieraus den Schluss, dass es sehr bedenklich ist, neue Hydraarten auf die Farbe zu begründen, wie z. B. Asper bei seiner Hydra rhaetica getan hat, indem er ihr eine rötliche Farbe zuschreibt. Nach den vorstehenden Beobachtungen ist es sehr wahrscheinlich, dass die rötliche Färbung der von Asper in Hochgebirgsseen gefundenen Hydra durch besondere Lebensbedingungen und Temperatureinflüsse hervorgerufen worden ist.

b) Tentakel.

Tentakeln hatten die Tiere in der Regel 6, sehr selten 7 oder 8, öfters auch nur 5. Da sich jedoch junge Knospen auch mit weniger Tentakel von dem Muttertiere loslösen, ist nicht ausgeschlossen, dass weitere Tentakel sich noch an der abgelösten Knospe entwickeln; andererseits kann vielleicht frühes Eintreten der Ablösung die Entwicklung desselben verhindern. Die Sechszahl dürfte als die normale zu bezeichnen sein. Die Entstehung der Tentakel bei der Knospe stimmt überein mit der Entwicklung, welche Haacke für seine Hydra Röseli angibt, die Art, welche die meisten neueren Forscher mit Hydra fusca identifizieren. Zuerst entwickeln sich meist gleichzeitig zwei gegenständige Tentakeln; die ihre Ursprungsstellen verbindende Gerade steht mit grosser Regelmässigkeit senkrecht auf der Ebene, in der ein gleichzeitig durch Muttertier und Knospe gelegter Sagittalschnitt liegt. Dann entwickeln sich die in letzter Ebene gelegenen beiden Tentakeln, jedoch meist nicht gleichzeitig, sondern etwas früher der dem Muttertier zugewandte. Endlich entstehen ein bis zwei letzte Tentakel, wieder oft gleichzeitig in den Zwischenräumen zwischen dem

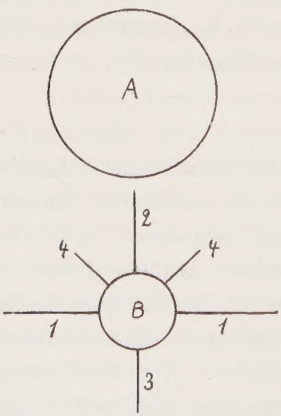

Fig. 1.

zuerst entstandenen Tentakelpaare und dem dem Muttertiere zugewandten Tentakel der zweiten Folge. Die Entwicklung dieser letzten zwei Tentakel kann erfolgen, solange die Knospe noch am Muttertiere festhängt, oder auch erst, wenn sie sich bereits losgelöst hat, schliesslich kann sie auch gänzlich ausbleiben. (Fig. 1.)

c) Gonochorismus.

Eine ganz merkwürdige Erscheinung war, dass die von mir kultivierte Hydra durchwegs einen getrenntgeschlechtlichen Charakter aufwies. Unter den nach vielen Tausenden herangezüchteten von sechs Individuen abstammenden Tieren sind nur männliche Tiere in grosser Anzahl aufgetreten. Das gänzliche Ausbleiben weiblicher Tiere ist daher besonders auffallend. Übrigens ist auch Brauer für die von ihm beobachteten Formen zur Annahme einer Dioecie gekommen. So auch Downing, der eine besondere Hydra dioecia aufstellt.

d) Der Stiel.

Weiter machte sich bei diesen Hydren unter normalen Verhältnissen eine stark hervortretende Sonderung in Stiel und Körper bemerkbar. Diese scharfe Abgrenzung des Stieles vom eigentlichen Körper ist schon den älteren Forschern aufgefallen und wurde von Trembley und Rösel naiver Weise mit der Bildung eines Schwänzchens verglichen. Der Unterschied von Stiel und Körper ist wohl allen Hydraarten zeitweilig mehr oder minder hervortretend gemeinsam und hat seine Ursache, wie auch Greenwood richtig erkannt hat, in der Verschiedenheit des Entodermes. Das Entoderm des Körpers enthält resorbierende eiweisshaltige Zellen und dazwischenliegende Drüsenzellen, während das Entoderm des Stieles nur aus lichten grossen blasigen Zellen besteht. Die besonders scharfe Absonderung von Stiel und Körper hängt nach meinen Beobachtungen mit der Art der Ernährung zusammen. Bei kräftiger Nahrung kommt es zu vermehrter

Knospenbildung, wobei der Inhalt des Magenentodermes verbraucht und dieses dadurch in Stielentoderm verwandelt wird. Öfters kam es auch vor, dass der Unterschied von Magen und Stiel sich fast gänzlich verwischte, wie ich bei langhungernden Tieren Gelegenheit hatte zu beobachten. Manchmal verlängerte sich der Stiel so, dass er schliesslich doppelt so lang als der übrige Körper war. Je besser nämlich sich die Ernährung gestaltete, desto reichlicher war die Vermehrung. Trat dieselbe auf vegetativem Wege ein, so wurde das zur Bildung der Knospe nötige Material dem Entoderm des Körpers entzogen und ein Teil desselben dadurch oft sehr rasch in Stielentoderm verwandelt. Gut genährte, längere Zeit sich nicht vermehrende Tiere hatten manchmal fast keinen oder doch nur sehr geringen Unterschied von Stiel und Körper aufzuweisen. Das Entoderm des Magenteiles erstreckte sich dann nahezu bis an die Haftscheibe. Somit ist eine besonders deutliche Entwicklung des Stieles nach meiner Ansicht abhängig von der Ernährung und bedingt durch das Mass der Knospung.

e) Das Ausgangsmaterial.

Ich habe das mir zu Gebote stehende Material von Hydra fusca zu Versuchen verwandt, über welche ich im folgenden berichten werde. Sämtliche Tiere stammen, wie schon bemerkt, von sechs Tieren, welche im November vorigen Jahres in der Nähe des Starnberger Sees gefangen wurden. Eine sehr rationelle und reichliche Fütterung dieser Tiere mit Daphnien wurde ermöglicht, indem ich vorerst eine Menge dieser Crustaceen auf einen kleinen Raum vereinigte. So konnte ich eine grosse Anzahl derselben in eine Pipette aufnehmen, um sie dann nach Bedürfnis jeder einzelnen Hydra vor die Tentakel zu bringen. Auf diese Weise konnte ich, solange die Vermehrung der Hydren gewisse Grenzen nicht überschritten hatte, die Fütterung genau kontrollieren. Dies hatte den Erfolg, dass die Tiere sich im Laufe der Monate Dezember 1905 und Januar 1906 ganz erstaunlich zu einer unzählbaren Menge

durch Knospen vermehrt hatten. Auch versäumte ich nicht zeitweilig die Kulturen von den am Boden liegenden toten Daphniden sowie sonstigen Unreinlichkeiten zu befreien und das Wasser teilweise zu erneuern. Hiebei will ich bemerken, dass ich zur Ergänzung oder Erneuerung des Wassers stets solches der städtischen Leitung benützte. Dasselbe liess ich vorher 2—3 Tage im Zimmer stehen und vermischte es dann zu gleichen Teilen mit Wasser, welches ich durch vorhergehendes Abkochen von seinem Kalkgehalte befreit hatte. In jede Kultur verbrachte ich ein kleines Exemplar von Vallisneria, teils um das Wasser sauerstoffreich zu erhalten, teils um den Tieren Gelegenheit zu geben, sich festzusetzen. Eine grosse Annehmlichkeit war, dass mir eine kolossale Menge Daphnien zur Verfügung stand. Dieselben hatten sich gerade zur Zeit meiner Kulturversuche in einem grossen Aquarium des Institutes in solcher Weise vermehrt, dass ich sie monatelang unbekümmert verbrauchen konnte. Andererseits würde es mir sicher sehr schwer gefallen sein, eine so grosse Anzahl Hydren diese lange Zeit in so reichem Masse zu füttern. Dieses so herangezogene Material wurde die Stammkultur zu Versuchen nach verschiedenen Richtungen. Bevor ich nun darauf eingehe, die hievon abgezweigten Kulturen näher zu schildern, dürfte es vielleicht gut sein, gleich jetzt die Ergebnisse und Ansichten klar zu stellen, welche ich, die Knospen betreffend, erhalten habe.

3. Die Gesetze der Knospung.

Kleinenberg 1872 und Delage 1899 lassen die Knospen an irgend einer Stelle des Magenteiles entstehen und geben somit der Vermutung Raum, dass es in der Entwicklung derselben keine Gesetzmässigkeit gibt. Aber schon Ehrenberg tritt dieser auch von früheren Forschern geäusserten Ansicht entgegen, indem er eine besondere Knospungszone aufstellt und diese stets an den Grund des Magens verlegt, den Teil, wo derselbe in den Stiel übergeht. Er fand jedoch nie mehr

als vier Knospen, welche nach seinen Angaben immer kreuzartig in eine Ebene zu stehen kamen. Laurents Ansichten stimmen im ganzen mit denen Ehrenbergs überein, er unterscheidet aber „bourgeons, qui se developpent normalement à la base du pied“ und „bourgeons exceptionels“, also solche, welche sich regelmässig an der Grenze von Fuss und Magenteil und solche, welche sich aussergewöhnlich im Magenteil zwischen den „Hautpusteln“ (er hielt ja die Hoden für krankhafte Auswüchse) entwickeln. Der Ansicht Ehrenbergs schliessen sich Ecker, Nussbaum und Marshall an. Letzterer spricht jedoch von zwei Tuberkelzonen. Eine hintere nennt er die Stelle, an welcher der Leib in Stiel übergeht, und bezeichnet sie als eine neutrale Germinationszone, welche je nach Umständen und Jahreszeiten Knospen hervorbringt oder sich in eine Eier erzeugende Fortpflanzungszone verwandelt. Eine vordere lässt er als Ort der Entwicklung von Hoden dicht unter den Tentakeln bestehen. Nach seiner Meinung sind auch die Stellen, an welchen sich einmal Knospen gebildet haben, dauernde Germinationsherde. Er glaubt dies wenigstens bei Hydra viridis, mit welcher er sich eingehend beschäftigt hat, für zutreffend annehmen zu können. Trembley und Rösel lassen die Knospen bei Hydra fusca oft in grosser Anzahl stets an der Grenze von Fuss und Magenteil entstehen. Eine Ansicht, welcher sich Nussbaum ohne weiteres anschliesst. Während aber Ehrenberg nie mehr als vier Knospen an einem Tier gesehen hat, verzeichnen Trembley und Rösel als besondere Eigenschaft bei Hydra fusca nicht nur das Auftreten bis zu acht und mehr Knospen, sondern sie machen uns auch bereits mit Tieren bekannt, welche drei Generationen in sich vereinigen.

Was nun meine eigenen Erfahrungen betrifft, konnte ich in wiederholten Fällen beobachten, dass bei meinen Kulturen die Knospung folgendermassen eintrat. Die Knospen entstanden einzeln in regelmässigen Abständen, doch nie vollständig gegenüber stehend, wie dies Ehrenberg und Zoja darstellen. Die erste Knospe entstand also gewöhnlich an der

Grenze von Stiel und Magen. Die zweite entwickelte sich in einem derartigen Abstand von der ersten, dass beide Knospen einen Winkel von 120 Grad bilden, zugleich steht die zweite Knospe etwas höher wie die erste. Die nächste noch etwas höher und im gleichen Winkel zur zweiten und so fort, so dass manchmal rasch aufeinander folgend bei sehr lebensfähigen und reichlich gefütterten Tieren bis zu acht, ja wie wir später noch sehen werden, sogar zwölf Knospen gleichzeitig vorhanden sein können. Würde man die Ursprungsstellen der Knospen bei einer lebhaft sich vermehrenden Hydra durch eine Linie verbinden, so würde dieselbe eine flach aufsteigende Spirale bilden, welche, je mehr die Tiere gefüttert werden und je lebhafter sie sich durch Knospen vermehren, um so flacher gewunden ist. Ist dies der Fall, so erscheint ein dichtes Knäuel von Knospen aus einer sehr eng begrenzten Zone zu entspringen. In älteren Kulturen, wenn die Lebensenergie der Tiere bereits im Abnehmen begriffen war, vergrösserten sich auch die Abstände zwischen den einzelnen Knospen, sie verteilten sich mehr über eine grössere Oberfläche. Ausnahmsweise kam es auch vor, dass zwischen älteren Knospen sich wieder neue Knospen bildeten. So kam zuweilen ein Bild gänzlich unregelmässiger Knospung zu stande. Die Knospe entsteht eben schliesslich da, wo ihre Ernährung sich am günstigsten gestaltet. Da jedenfalls der Magengrund diese Bedingung am besten erfüllt, entsteht auch an dieser Stelle die erste Knospe. Die zweite wird also da entstehen, wo sie die bereits gebildete in ihrem ferneren Wachstum nicht beeinträchtigt und so fort. Die Abstände werden grösser, sobald die Leistungsfähigkeit der umliegenden Zellen zu Ernährung von Knospen eine geringere ist. Eine weitere Beobachtung, welche meines Wissens vorher trotz ihrer Auffälligkeit noch nie von anderer Seite verzeichnet wurde, ist die schon erwähnte Verwandlung des Magens in Stielgewebe. Wie wir wissen, ist der Stiel vom Magen in der Regel durch die helle Beschaffenheit seiner Zellen verschieden. Das Entoderm des Stieles ist licht, das Entoderm

des Magens dunkler gefärbt. Die Stelle nun, an welcher die erste Knospe entsteht, verliert allmählich ihre bräunliche Beschaffenheit und nimmt das Aussehen des Stieles an, welcher dadurch eine Vergrösserung erfährt. Bleibt dann eine Knospe längere Zeit mit dem Muttertiere verbunden, so kommt es vor, dass sie, sich scheinbar immer mehr von ihrer eigentlichen Knospungszone entfernend, in den Stiel zu stehen kommt. Ich habe, wie wir später noch sehen werden, Hydren beobachtet, welche sich erst trennten, nachdem sie wochenlang nur noch mit der Fusscheibe zusammengehangen waren (Fig. 2). Wenn nun Marshall die Behauptung aufstellt, dass neue Knospen immer nur an Stellen hervorkommen, an welchen schon früher solche gestanden haben, somit dauernde Germinationsherde für dieselben annimmt, muss ich dem entgegentreten. Nach meinen Beobachtungen wird zur Bildung einer neuen Knospe stets eine neue Partie des Magens verwendet. Hieraus müsste nun folgen, dass, je mehr Knospen sich bilden, desto länger der Stiel wird. Bis zu einem gewissen Grade ist dies auch der Fall und es entstanden Hydren von 2,5 cm Grösse, wovon zwei Drittel Stiel war. Nimmt diese Knospungsintensität wieder ab, so erfährt auch der Stiel eine allmähliche Rückbildung.

Alle Angaben, sei es, dass die Knospen auf eine bestimmte stets gleiche Zone zwischen Körper und Fuss beschränkt sind, sei es, dass sie an beliebigen Stellen auftreten, entsprechen also nicht den Tatsachen. Ich hatte verschiedentlich Gelegenheit, genau beobachten zu können, dass bei jungen kräftigen Tieren die Knospung von einer Regelmässigkeit beherrscht wird, welche an die die Blattstellung bestimmenden Regeln bei Pflanzen erinnert. Zoja macht zuerst auf diese Eigenschaft aufmerksam und sucht durch Zeichnungen zu erläutern, dass die Entstehung nicht an eine Zone gebunden ist. Er lässt aber die Knospen paarweise in gegenseitiger Stellung hervorsprossen und zwar so, dass das nächste Paar immer höher als das vorhergehende steht. Da er aber je zwei aufeinander folgende Knospenpaare in grösseren Abständen einzeichnet, wird zuletzt ein ansehnlicher Teil der

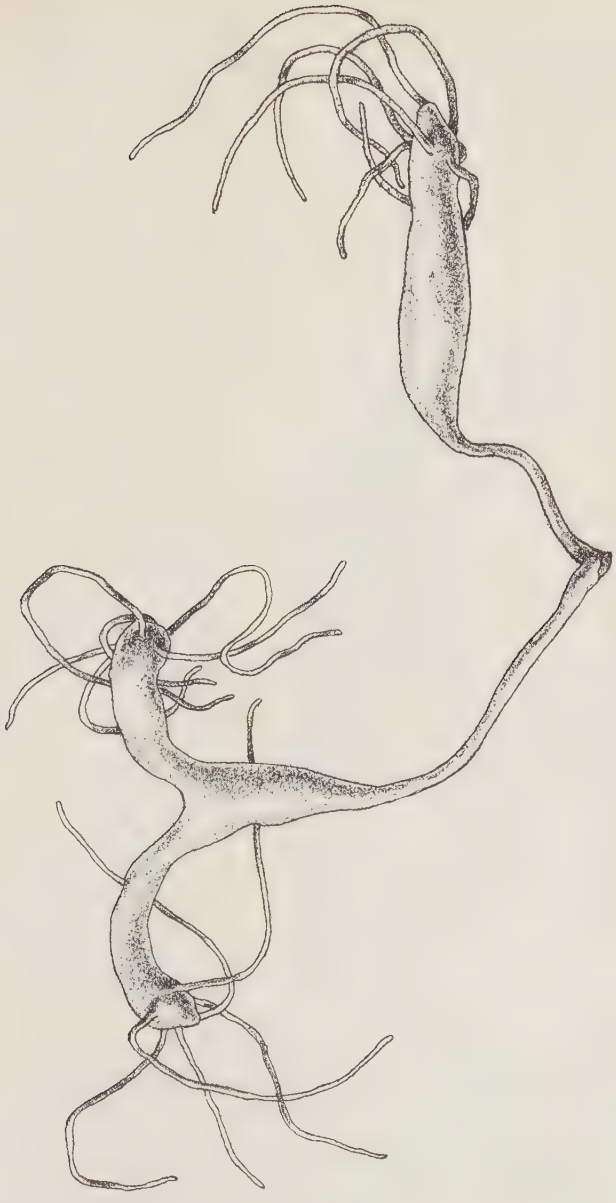

Fig. 2.

Magenfläche eingenommen und so tritt er in Gegensatz zu den Darstellungen früherer Forscher. Er verteilt die Knospen weit über den Körper, während der obere Teil des Magens doch nur ausnahmsweise und durch besondere Umstände veranlasst, Knospen hervorbringt. Ich habe derartige Knospen an Tieren beobachtet, welche nach starker Hodenbildung allmählich wieder anfingen, sich auf vegetativem Wege zu vermehren. Die Knospen entstanden bei derartigen Tieren zwischen den Hoden auch im ersten Drittel des Körpers (Laurents Bourgeons exceptionels) (Fig. 3), und zwar so nahe neben denselben, dass es manchmal schien, als sässen die Hoden an den Knospen selbst (Fig. 4). Wie aus den Abbildungen 8—11 zu sehen, entstand hier die erste Knospenspirale hoch im Körper, während sich erst später eine zweite an der sonst gewöhnlichen Stelle entwickelt. Auf diese Bourgeons exceptionels werde ich später noch einmal zurückkommen. Unter allen Umständen hatte reichliche Fütterung bald eintretende und langandauernde Knospung zur Folge, während Hunger die Bildung der Knospen nicht nur verlangsamte, sondern nach kurzer Zeit schon vollständig aufhob. Dieser Zeitpunkt hing natürlich ab von dem

Fig. 3.

Reservematerial, welches den Tieren aus futterreicheren Tagen noch zur Verfügung stand.

Fig. 4.

4. Beschreibung der Kulturen.

In den Monaten November und Dezember 1905 wurden die Tiere im Zimmer gehalten und sehr gut gefüttert, so dass aus den erwähnten sechs Exemplaren während dieser zwei

Monate unzählige Tiere durch Knospung entstanden waren. Am 8. Januar 1906 begannen dann die Abzweigungen zu experimentellen Zwecken, von denen später die Rede sein wird. Der Hauptteil wurde als Grundstock betrachtet und als Stammkultur immer weiter geführt.

Ich werde zunächst den Verlauf dieser Kultur schildern.

a) Die Stammkultur.

In derselben bemerkte ich am 3. Februar zum erstenmal, dass an einer bereits vorhandenen eine weitere Knospe entstanden war, eine Tatsache, welche ich vier Tage später noch an zwei weiteren Tieren feststellen konnte. Da ich jedoch derartige Exemplare, welche drei Generationen in sich vereinigten, unter den Tausenden von herangezogenen Tieren später nur 1—2 mal wiedergesehen habe, glaube ich annehmen zu dürfen, dass sie in der Natur nur unter aussergewöhnlich günstigen Vermehrungsbedingungen entstehen. Am 9. d. Mts. konnte ich an einem Tiere sieben hängende Knospen vermerken; so fütterte ich täglich ohne Besonderheiten verzeichnen zu können weiter bis zum 15. Unter den obwaltenden günstigen Ernährungsbedingungen vermehrten sich die Tiere beständig und wurden dabei sehr langstielig, da, wie schon beschrieben, nach jeder Knospenablage der Stiel auf Kosten des Magenteils gewachsen war. Viele der Tiere erlangten eine Grösse von 2,5 cm. Das Verhältnis von Stiel zu Körper war dann in den meisten Fällen vollständig gleich, doch waren auch Exemplare vorhanden, bei welchen zwei Drittel des Tieres aus Stiel bestand. Nun trat in der Kultur am 23. d. Mts., nachdem ich kurz vorher das Auftreten von Enkelknospen verzeichnen konnte, ein Ereignis ein, welches ich auch bei andern Kulturen noch öfters zu beobachten Gelegenheit hatte. In kurzer Zeit starben in der Kultur zahlreiche Tiere ab, andere lagen längere Zeit bewegungslos am Boden des Gefässes umher, aus welchem Zustande sie sich, wenn auch langsam, meist vollständig wieder erholten. Obgleich ich schon einige Tage vorher bemerkt hatte, dass die Tiere anfingen, weniger

oder nichts mehr zu fressen und vielfach träge am Boden zu liegen, war mir dieses rasche Absterben anfangs nicht erklärlich und ich war versucht anzunehmen, dass irgendwelche Vergiftungserscheinungen vorliegen möchten. Tatsächlich lag aber keine solche äusserliche Ursache vor, sondern ein innerer physiologischer Grund. Schon vor ca. 14 Jahren hatte Hertwig für Paramäcien beobachtet und später die gleiche Erfahrung bei Actinosphärien und Dilepten gemacht, dass nach langer Fütterung die Kulturen aufhören zu fressen und sich zu vermehren, dass in vielen Fällen die Tiere sich hievon erholen können, während sie in anderen Fällen aussterben. Calkins hat später dieselben Zustände bei Paramäcium ebenfalls festgestellt und führte für dieselben den Namen „Depression" ein, eine Bezeichnung, welche Hertwig als sehr geeignet übernahm. Letzterer gibt folgende Erklärung der eigentümlichen Erscheinung. Bei der assimilierenden Tätigkeit wächst der Kern auf Kosten des Protoplasma. Erreicht diese funktionelle Kernhypertrophie einen hohen Grad, so tritt Funktionsunfähigkeit, d. h. Depression ein. Wird nun das Missverhältnis zwischen Kern und Plasma durch eine eintretende Kernreduktion ausgeglichen, so fängt der Organismus von neuem an zu funktionieren; er geht dagegen zu Grunde, wenn es ihm nicht gelingt, das zur Funktion nötige Verhältnis von Kern und Protoplasma wiederherzustellen. Es liegt nahe, diese an Protozoen gewonnenen Erfahrungen, die auch vielfach von anderer Seite seitdem gemacht wurden, auf die mir vorliegenden Erscheinungen anzuwenden. Die gleiche Ursache, nämlich Überfütterung, hatte ja gleichen Effekt hervorgebracht, nämlich einen gefährlichen Schwächezustand (Fig. 5) mit Rückbildung aller Funktionen, an welchem die Tiere zu Grunde gehen, aus dem sie aber durch hier nicht näher analysierte Regulationen wieder sich erholen konnten. Wenn ich nun durch dieses rasche, massenhafte Absterben einen Teil der bis jetzt kultivierten Tiere verloren hatte, war doch ein anderer gesund geblieben, ein anderer erholte sich auch wieder, so dass ich nach Reinigung des Gefässes und Ergänzung des

Wassers die Kultur unter gleichen Bedingungen bis zum 30. April d. Js. in der alten Weise fortführen konnte. Da

Fig. 5.

jedoch bis zur dieser Zeit, also nach sechsmonatlicher Beobachtung, das Auftreten von Geschlechtstieren vollständig ausblieb und die Tiere allem Anschein nach wenigstens teilweise einer „physiologischen Degeneration" entgegen gingen, ferner es mir auch immer beschwerlicher wurde, das nötige Futtermaterial für so viele Tiere herbeizuschaffen — sie zählten nach Tausenden —, stellte ich allmählich die Beobachtung dieser Kultur ein.

b) Zweigkulturen.

Nachdem ich den Ablauf der bei reicher Fütterung und Zimmertemperatur gezüchteten Hydrakulturen geschildert habe, komme ich auf meine Experimente zu sprechen, welche den Zweck hatten, durch Veränderung der Existenzbedingungen, wenn möglich Einfluss auf die Knospungsvorgänge und die Geschlechtsentwicklung zu erzielen. Ich benützte Veränderungen

der Temperatur und der Ernährung, indem ich der Stammkultur Zweigkulturen entnahm, welche den Einflüssen von Hunger, erhöhter (22—25° C.) und erniedrigter (8—10° C.) Temperatur ausgesetzt wurden. Es ergaben sich dabei folgende Möglichkeiten:

1. Zimmertemperatur und Hunger (Z. H.)
2. Wärme und Futter (W. F.)
3. Wärme und Hunger (W. H.)
4. Kälte und Futter (K. F.)
5. Kälte und Hunger (K. H.).

Auf die Kulturen bei erhöhter Temperatur habe ich bald verzichtet, weil ich gesehen habe, dass bei dieser Temperatur sowohl gefütterte als auch hungernde Tiere dem Aussterben entgegen gingen. Dagegen habe ich von Zeit zu Zeit von der Normalkultur folgende drei Kulturen abgezweigt:

1. Z. H.
2. K. H.
3. K. F.

Beim Abzweigen der genannten drei Kulturen verfuhr ich in folgender Weise:

aa) Zimmerhungerkulturen.

Das Material der Zimmerkultur wurde auf vier Gläser verteilt, die zunächst noch gleichmässig weitergeführt wurden. Am zweiten Tage wurde dann ein Glas als Zimmerfutterkultur belassen, die drei andern unter neue Kulturbedingungen gebracht. Die Temperatur von 8—10 Grad erzielte ich durch Versetzen der Gläser in einen kalten Raum oder, indem ich die Gläser von kaltem Leitungswasser bespülen liess. Die Zimmerkulturen wurden bei 16—18 Grad gehalten, während eine Wärme von 20—25 Grad dadurch erzielt wurde, dass ich die Kulturen in der Nähe der Luftheizung aufstellte. Die erste Abzweigung war eine am 8. Januar 1906 errichtete Zimmerhungerkultur, über deren Verlauf wenig zu berichten ist. In den ersten Tagen brachten die Tiere noch Knospen

hervor. Die höchste Zahl, welche ich jedoch auch nur an einzelnen Exemplaren feststellen konnte, war drei. Nach dem elften Tage hörte überhaupt jede vegetative Vermehrung auf, eine andere Fortpflanzung trat ebensowenig ein. Die Tiere wurden dünn und durchscheinend. In den ersten Tagen des Hungerns liessen sie ihre Tentakeln sehr lange in äusserst zarte Fäden auslaufend herabhängen, sie gleichsam nach Futter suchend flottieren, während sie selbst nach dem Niveau des Wassers strebten, oder sie standen mit der Fusscheibe am Boden aufrecht mit ausgebreiteten Tentakeln. Da diese Kultur in Hinsicht auf Geschlechtsproduktion resultatlos verlief, wurde sie grösstenteils nach Ablauf von zwei Wochen wieder neu angefüttert und zu weiteren Versuchen verwandt, auf welche ich noch zurückkommen werde. Die in der Hungerkultur zurückgelassenen Tiere wurden nach und nach immer kleiner und nach vier Monaten sah ich noch einzelne einige Wochen vorher isolierte und in eine Temperatur von plus 10—12 Grad verbrachte Tiere anscheinend gesund aber winzig klein mit entsprechenden Tentakeln an der Oberfläche des Wassers hängen, ein sicheres Zeichen, dass Hydra lange Hungerperioden zu überstehen vermag. Wenn also Greeley behauptet, dass Kälteeinwirkung bei hungernden Tieren Tentakelverlust mit sich bringt und sie schliesslich zum Plasmodium werden, so stimmt es mit den Beobachtungen, welche ich mit der Einwirkung der Kälte auf gesunde hungernde Tiere gemacht habe, nicht überein. Im Gegenteil bewahrten diese Tiere lange sichtbar auch die Tentakel und behielten, wenn auch noch so klein geworden, ein gesundes Aussehen, genau wie sie E. Schultz in seiner Arbeit „Über Reduktion" 2. im Kapitel „Äussere Reduktionsbilder" beschreibt. Der Behauptung Greeleys, dass die Tiere zum Plasmodium werden, tritt er entgegen. Ich selbst habe die Tiere später nicht weiter untersucht und habe daher den Verlust der Tentakel durch Reduktion auch nicht beobachtet, um so mehr, da in meiner Arbeit diese Verhältnisse nicht näher zu berücksichtigen waren. Den Verlust von Tentakeln kann ich übrigens

bestätigen, doch habe ich dies nicht in Hungerkulturen, sondern bei Tieren, welche Depressionen unterworfen waren, beobachtet; also bei Tieren, welche nach üppigen Futtertagen einer Nahrungsaufnahme zeitweilig nicht mehr fähig waren. Solche Tiere verloren die Tentakeln, bekamen ein sackartiges Aus-

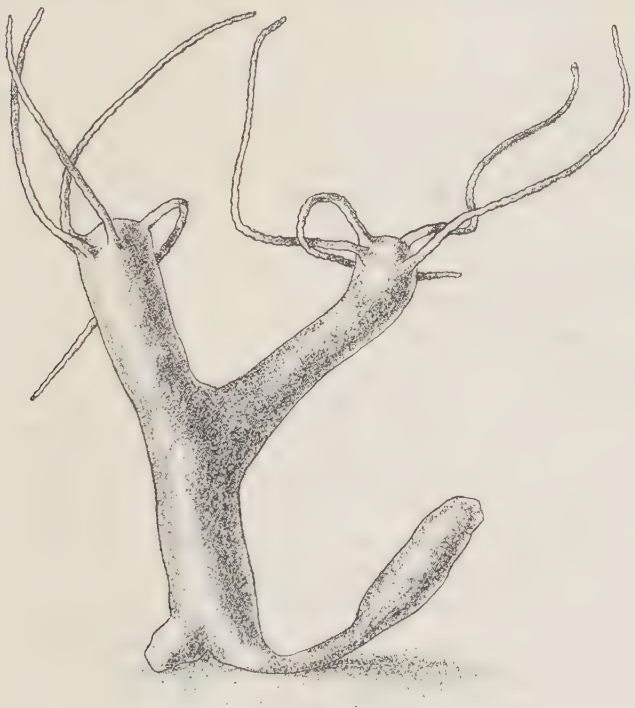

Fig. 6.

sehen, gingen zu Grunde oder erwachten auch wieder nach einiger Zeit unter Bildung von Tentakeln zu neuem Leben.

Während nun einerseits bei Eintreten von Hungerperioden gerade im Entstehen begriffene Knospen sich rasch ablösen, bleiben bereits weiter Ausgebildete oft lange noch mit dem Muttertiere verbunden. Die Behinderung der Ablösung vom Muttertier führt zu eigentümlichen Erscheinungen, die meines

Wissens noch nicht beschrieben wurden. Die Basis der Knospe verbreitert sich und die Knospe verbleibt bei hungernden Tieren mit der Mutter zuletzt so innig verbunden, dass man nicht mehr unterscheiden kann, was Knospe, was Muttertier ist. Beide entspringen durch gabelförmige Verzweigung aus einem gemeinsamen Stiel. (Fig. 6.) Würde man den Prozess nicht von Anfang an verfolgt haben, so würde man an Längsteilung denken können. Die Ähnlichkeit, welche die geschilderte Abänderung des Knospungsprozesses mit einer Längsteilung besitzt, wird durch den weiteren Verlauf des Prozesses noch gesteigert. Die Tiere blieben dann so lange verbunden, bis sie nur noch mit der Haftscheibe zusammenhingen. (Fig. 7.) Im letzteren Falle bildete das Tier mit seiner zweiten Knospe die gabelförmige Figur, während es mit der ersteren nur noch mit der Fusscheibe zusammenhing.

So zeigt Fig. 2 wie von einem Muttertiere durch eine Längsspaltung eine Knospe bis auf eine schmale Verbindung an der Basis sich losgelöst hat. Eine zweite Knospe dagegen ist noch an ihrem ursprünglichen Ort. Von anderen, nur noch mit dem Fusse zusammenhängenden Tieren hatte jedes bereits wieder eine Knospe. (Fig. 7.) Jedenfalls hatte Asper derartige Abnormitäten vor sich, als er dachte auf die Bildung von Kolonien bei Hydra schliessen zu dürfen.

Bei allen folgenden Abzweigungen wurden auch Zimmerhungerkulturen neben den später ausführlich zu besprechenden Kältehunger- und Kältefutterkulturen angelegt. Ich numeriere sie behufs besserer Übersicht in folgender Weise:

1. Februar Z. H. 1. K. F. 1. K. H. 1.
15. „ Z. H. 2. K. F. 2. K. H. 2.
7. März Z. H. 3. K. F. 3. K. H. 3.

Über die Zimmerhungerkulturen (Z. H.) kann ich — um sie gleich hier zu erledigen — kurz hinweg gehen, sie verhielten sich vollkommen gleich von der ersten bis zur letzten, liessen also nicht erkennen, dass im Laufe der monatelang dauernden Kultur der Organismus der Hydren eine Änderung erfahren hat. Auch bereits längere Zeit hungernde Tiere in

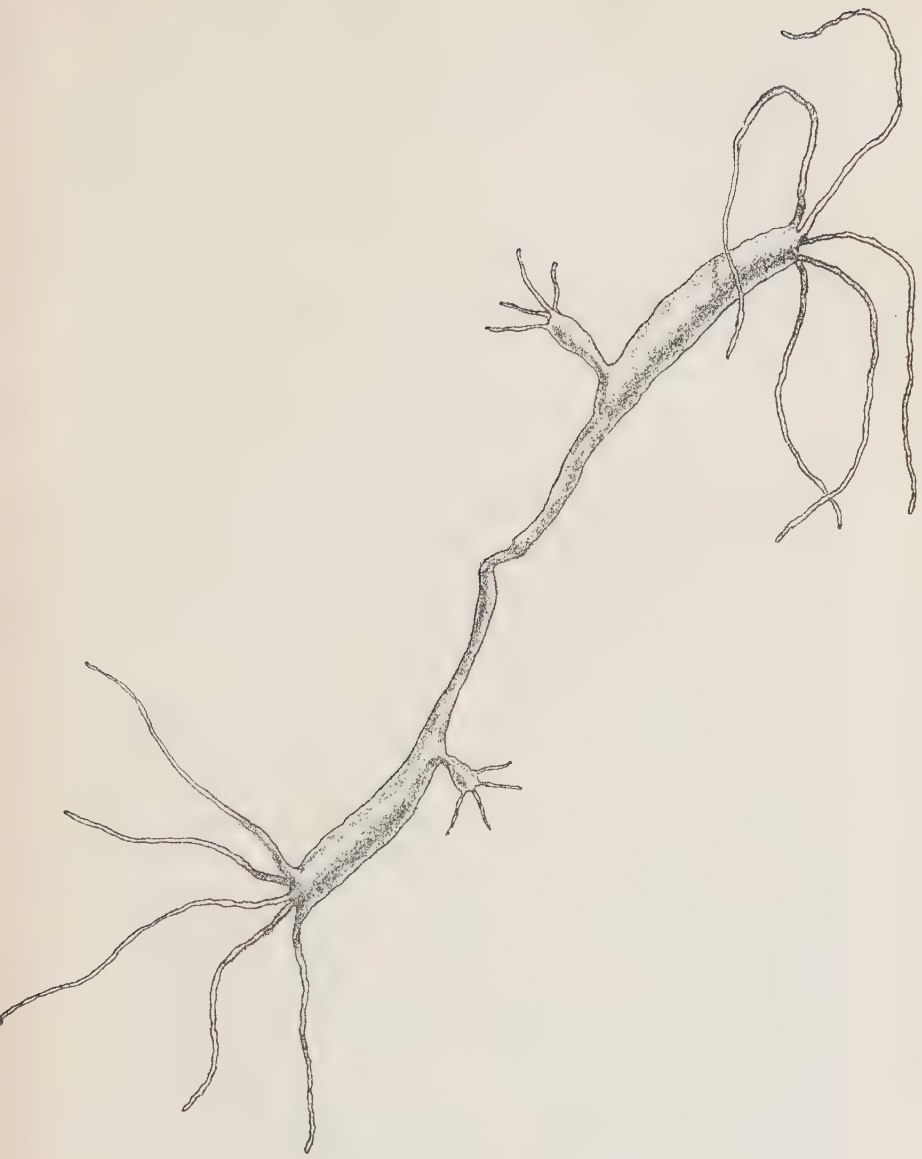

Fig. 7

niedrige Temperatur versetzt, brachten keine besonderen Eigenschaften hervor. Als Beispiel diene die als erste Abzweigung am 1. Februar vorgenommene Z. H. Kultur.

Es traten in den ersten Tagen keine auffallenden Erscheinungen ein. Die Tiere waren möglichst gestreckt mit lang sich ausdehnenden Tentakeln, immer noch Knospen bildend. Am 10. d. Mts. liess die Erzeugung von Knospen bedeutend nach. Keines der Tiere hatte mehr als drei Knospen bekommen. Die Stielregion begann auf Kosten des Magenteiles zu wachsen. Nach weiterem Verlauf von zehn Tagen hatte nicht nur die Bildung von Knospen gänzlich aufgehört, bei den meisten Tieren war auch ein Stielteil vom übrigen Körper kaum mehr zu unterscheiden, bei einigen erscheint der Teil des Magens noch in geringerem Masse dunkler. Eine Vermehrung trat also nicht mehr ein, die Tiere wurden bei sonstigem gesunden Aussehen von Tag zu Tag kleiner, so dass ich die Kultur, welche nach fünfwöchentlicher Beobachtung Bemerkenswertes nicht erkennen liess und so den gewöhnlichen Verlauf von H. Z.-Kulturen ergab, als erledigt beiseite stellte.

bb) Die Kältekulturen.

Im Gegensatze zu den Z. H.-Kulturen war der Verlauf der Kältekulturen, welche aus der Stammkultur abgezweigt als Futter- und Hungerkulturen weitergeführt wurden, äusserst interessant. An ihnen gingen zahlreiche Veränderungen vor sich, von denen ein grosser Teil den Futter- und Hungerkulturen gemeinsam war, so dass man als bewirkende Ursache die Kälte ansehen muss. Solche Änderungen bezogen sich einmal auf die Färbung der Tiere, sie wurden dunkler, gingen zuweilen nach einiger Zeit in ein tiefes Kaffeebraun über oder bekamen rötliches bis ziegelrotes Aussehen. Auch der äussere Habitus erlitt Veränderungen, oft erschienen sie am nächsten Tage ballonförmig aufgetrieben. Ferner traten nach dem Überbringen in die Kälte meist Schwächungen ein, welche wir auch als Depressionen bezeichnen können. In Futterkulturen wurde, obwohl Daphniden reichlich vorhanden waren,

keine Nahrung mehr aufgenommen und die Tiere lagen matt am Boden und erholten sich teilweise erst nach einigen Tagen wieder aus diesem Zustand. Und dann trat sowohl bei Hunger- wie bei Futterkulturen das Interessanteste ein, was ich bei meinen Kältekulturen zu berichten habe, nämlich die Bildung von Geschlechtsprodukten und zwar ausnahmslos in sämtlichen Versuchen von Hoden.

In den Einzelheiten dieser durch die Kälte hervorgerufenen Veränderungen liessen sich zwischen den korrespondierenden Futter- und Hungerkulturen Differenzen feststellen. Diese bezogen sich vor allen Dingen auf die Intensität der Erscheinung, welche in den Futterkulturen stets eine grössere war. Die Verfärbung war eine intensivere, das Auftreten zur Ballonform ausgesprochener; selbstverständlich war die Vermehrung durch Knospen in Futterkulturen eine reichlichere und endlich verlief die Bildung der Hoden in Futterkulturen in etwas anderer Weise als in Hungerkulturen. Als Beispiel diene der Verlauf der ersten Abzweigungen. Von den am 1. Februar vorgenommenen Abzweigungen verbrachte ich eine, ohne weiter zu füttern, in die Kälte. Nach dem vierten Tage lagen die Tiere fast sämtlich am Boden, mit einer milchweisslich aussehenden Anschwellung des Ectodermes behaftet, welche den Zerfall und die Zerstörung des ganzen Organismus bewirkte und die ganze Kultur vernichtete. Da ich weder jetzt noch in anderen K. H. K. die vorher erwähnten Erscheinungen je beobachtet habe, muss ich annehmen, dass irgendwelche hier nicht weiter zu erörternde Schädigung die Kultur betroffen hat. So war ich gezwungen der Reserve der Stammkultur neue Tiere zu entnehmen, welche ich unter denselben Bedingungen in kühlere Temperatur versetzte. Die Tiere dieser erneuten Abzweigung wurden hell und schlanker, hingen mit ausgestreckten Tentakeln an den Wänden des Gefässes oder an der beigegebenen Valisneria. Die vorhandenen Knospen blieben möglichst lange am Muttertiere hängen, während neue, in Bildung begriffene rasch und klein abgestossen wurden. Sie hingen bis gegen den 13. d. Mts. nach Art hungernder

Tiere mit ausgebreiteten Tentakeln von oben nach unten. Das grösste derselben mass 15 mm ohne die Tentakel. Messungen dürfen übrigens stets annähernd zu nehmen sein, da es schwer zu sagen sein wird, ob die Tiere im gegebenen Momente auch ganz ausgestreckt sind. Am 16. nahm bei einigen Tieren der Magenteil eine dunklere Färbung an und sie hatten tags darauf Hoden in Entwicklung. Die übrigen blieben noch lang gestreckt, dünn und durchscheinend, bis auch bei ihnen gegen den 24. d. Mts. der Körper in eine dunklere Färbung überging, worauf ich am folgenden Tag zirka 10% der Tiere mit Hoden vorfand.

Anders bei F. K.-Kulturen. Hier ging der Hodenbildung ein an Depression erinnernder Zustand voraus. Die Hodenbildung selbst verlief in etwas merkwürdiger Weise. In der betreffenden Kultur war nach ihrer Verbringung in die Kälte das Wohlbefinden der Tiere entschieden gestört und obgleich genügend Futter vorhanden, war die Fresslust vermindert. Nach zehntägiger Beobachtung, während welcher Zeit viele der Tiere bei hell bleibendem Stiele eine dunklere Farbe angenommen hatten und besonders knospentragende Tiere sehr langstielig geworden waren, konnte ich auch bei einigen Tieren ein Schrumpfen der Tentakel bemerken. Solche lagen dann mit einem verdickten, wulstigen, weisslichen Ectoderm behaftet, d. h. in Hodenbildung begriffen am Boden des Gefässes. Die Hodenbildung setzte hier vielfach so stürmisch ein, dass die Tiere durch Platzen des Ectodermes abstarben, bevor die Reife der Geschlechtsprodukte erreicht war. Ganze Kulturen starben auf diese Weise aus und waren auch nicht durch Zurückverbringen in Normaltemperatur zu retten. In anderen blieb aber die Mehrzahl der Tiere am Leben; bei diesen war dann bald der ganze Körper, unterhalb des Tentakelkranzes beginnend, bis herab an die Grenze von Stiel und Magen mit Geschlechtsprodukten geradezu übersät. 50—60 Hodenbläschen sassen oft so dicht aneinander, dass manchmal das Ectoderm als eine geschwollene, gelblichweise, schwach hökrige Masse erschien. Dass auch diese Fütterung ein

ausschlaggebender Faktor bei der Hodenerzeugung war, konnte ich folgendermassen beweisen.

Ich nahm von der oben beschriebenen H. K.-Kultur 1, bei der zirka 10% der Tiere bereits in Hodenbildung übergegangen war, einen Teil und fütterte ihn wieder. Dies hatte auf die Bildung der Geschlechtsprodukte einen so günstigen Einfluss, dass der Prozentsatz der hodenbildenden Tiere innerhalb 14—16 Tagen von 10 auf zirka 25% gestiegen war. Schliesslich sei noch als letzter Unterschied zwischen H. und F. K. erwähnt, dass in F. K. die Hodenbildung etwa zehn Tage früher eintrat als in H. K., was ja auch nicht weiter erstaunlich ist. Diese Schilderung hat vor allen Dingen ergeben, dass neben anderen kleineren Differenzen die durch die Kälte angeregte Hodenbildung bei Fütterung eine viel intensivere ist, ja so stürmisch verlaufen kann, dass die Tiere dabei absterben. Bisher war nur von der ersten Kälteabzweigung die Rede. Es wäre nun interessant, festzustellen, ob die durch Kälte hervorgerufenen Erscheinungen auch bei späteren Abzweigungen von der Hauptkultur in gleicher Weise verlaufen oder ob vielleicht Differenzen auftreten, die darauf schliessen lassen könnten, dass nach langer Kultur der Organismus in anderer Weise auf Änderungen der Lebensbedingungen reagiert. Zu diesem Zwecke wurden später noch mehrere Abzweigungen von der Hauptkultur vorgenommen, ohne dass ich mit Sicherheit greifbare Unterschiede gegenüber der ersten Abzweigung feststellen konnte. So brachte ich die Abzweigung K. F. 2 am 15. Februar mit Futter in eine Temperatur von 9 Grad. Die Tiere verhielten sich genau wie in der bereits beschriebenen Kältekultur. Nachdem ich bei ihnen bald darauf einen Stillstand der Nahrungsaufnahme sowie Depressionszustände eintreten sah, hielt ich mit dem Fntter etwas zurück. Ein Teil ging zu Grunde, ein anderer erholte sich und schien in Geschlechtsproduktion überzugehen. Der übrige Verlauf war ein dem vorhergehenden ähnlicher. Der vierte Teil der Tiere war nach 14 Tagen etwa bei mässiger Fütterung mit Hoden versehen, nach weiteren

drei Tagen fingen sie auch wieder zu knospen an. Je nachdem ich mehr oder weniger Futter reichte, konnte ich Gedeihen oder Rückgang bei den Tieren beobachten. Vom 20. April ab nicht mehr gefüttert, starb die Kultur nach und nach aus. Die parallel geführte H. K. 2 verlief ähnlich wie H. K. 1 und ist wenig davon zu berichten. (Ein Versuch, einen Teil dieser Tiere in Temperaturen von 22 Grad zu versetzen, endigte gleich früheren derartigen Experimenten. Sieben Tage nachher waren die Tiere sehr zurückgegangen, meist ohne Tentakel und in Auflösung begriffen. Ich erwähne dies nur nebenbei, um zu zeigen, dass ich nicht versäumte, auch wiederholt gelegentliche Abzweigungen mit erhöhter Temperatur zu machen, obgleich ich nach den ersten Ergebnissen auf eine systematische Führung von Wärmekulturen verzichtete.)

Auf die am 7. März vorgenommenen Abzweigungen H. K. 3, F. K. 3 brauche ich kaum näher einzugehen. Dieselben haben öfters und mit Hunderten von Tieren wiederholt stets die bereits beschriebenen Resultate ergeben.

c) Zusammenfassung und Besprechung der Resultate.

Ehe ich nun aus den mitgeteilten Tatsachen die Resultate ziehe, möchte ich kurz die herrschenden Auffassungen über die Vermehrung der Hydra besprechen.

Downing in seiner Abhandlung „The Spermatogenesis of Hydra“ behauptet „when sexual organs appear on a budding individual, they appear on the bud and not on the parent stock.“ Ich kann ihm nicht beistimmen. Ich habe niemals eine Hodenentwicklung an einer Knospe beobachtet, sondern stets nur am Muttertiere. Da aber des öfteren, besonders wenn die Hodenbildung zu Ende ging, Knospen zwischen den Hodenbläschen wieder hervorkamen, war es nichts Aussergewöhnliches, dass Geschlechtsprodukte in die Knospen hineingezogen wurden, wie es auch vorkam, dass Hoden vereinzelt am Stiel noch zu finden waren. Auch diesen Zustand erkläre

ich mir nicht als einen ursprünglichen, sondern in der Weise, dass die betreffenden Hoden anfänglich am Körper gesessen haben. Allmählich hatten sie ihrem Mutterboden soviel an Nahrung entzogen, dass dieser das lichte Aussehen des Stieles angenommen hatte und so in Stielgewebe verwandelt worden war. Der Stielteil war bei Hydren, welche Hoden entwickelten, meist sehr klein und vergrösserten sich erst wieder, nachdem die Hydren die Geschlechtsreife hinter sich hatten und wieder zu knospen anfingen.

Bezugsnehmend, dass sexuelle Fortpflanzung und geschlechtliche Vermehrung durch Knospung zwei einander ausschliessende Prozesse sind, sagt Downing: „The process seems to be antagonistic. Certainly they are seldom contemporaneus in the same animal. Regeneration, budding and sexual reproduction seem then to be mutually exclusive." Gleichzeitig begegnen wir auch der Ansicht, dass die verschiedenen Fortpflanzungsarten abhängig von Futternot oder Nahrungsüberfluss seien oder gemacht werden können, so dass reichlich gefütterte in starker Knospung befindliche Hydren einfach durch Hunger in eine sexuelle Fortpflanzung übergeführt werden können. So sagen Gedden und Thompson, nachdem sie mitgeteilt haben, dass ergiebige Nahrung grossen Einfluss auf die vegetative Fortpflanzung hat: „A check to the nutritive conditions howewer, brings on the occurence of sexual reproduction." Auch ganz kürzlich sagt E. Schultz: „Die Knospung ist eben ein Wachstum, das nur bei guter Ernährung von aussen möglich ist. Zum Unterschiede von der geschlechtlichen Vermehrung, die, wie wir weiter sehen werden, gerade durch Hunger stimiliert wird." Richtig ist, wie auch meine Kulturen erwiesen haben, dass gute Ernährung die ungeschlechtliche Vermehrung fördert. Es ist mir jedoch bei meiner grossen Anzahl von Experimenten unter gewöhnlichen Verhältnissen weder gelungen durch einfaches Hungernlassen die ungeschlechtliche Vermehrung in eine geschlechtliche Fortpflanzung überzuführen, noch eine Beschleunigung der Geschlechtsreife zu erzielen. Vielmehr hat es sich herausgestellt,

dass Kulturen bei gewöhnlicher Temperatur hinsichtlich der Geschlechtsproduktion stets resultatlos verliefen. Weitere Ergebnisse sind:

1. Dass bereits längere Zeit hungernde Tiere weder Sexualorgane noch Knospen hervorbringen, weil ihnen eben das zum Aufbau nötige Material fehlt.
2. Reichliche Fütterung fördert die Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege. Je besser die Ernährung, desto zahlreicher die Knospen. Wie aus meinen Versuchen ersichtlich, geht dies jedoch nicht ins Unbegrenzte weiter. Nach einer gewissen Zeit treten Zustände ein, welche an Depressionen erinnern, wie solche Hertwig schon vor Jahren bei Protozoen beschrieben hat.
3. Niedere Temperatur nach vorhergegangener oder gleichzeitiger reichlicher Fütterung begünstigt das Auftreten von Geschlechtsprodukten. Im vorliegenden Falle sind nur solche männlichen Geschlechts aufgetreten, ein Umstand, der nachfolgend noch näher erörtert werden soll.
4. Steht fest, dass Hydren bei Temperaturen von + 8 bis 10° C. ausserordentlich lange Hungerperioden ertragen können, ohne ihre Reproduktionsfähigkeit gänzlich einzubüssen, falls sie wieder in die Lage kommen, eine den Umständen entsprechende Nahrung zu finden.

Die ungeschlechtliche Vermehrung wird zeitweise unterbrochen, sobald die Tiere anfangen Geschlechtsprodukte zu bilden. Was also die die Fortpflanzung bewirkenden Ursachen betrifft, so können wir sagen, je günstiger die Ernährungsverhältnisse waren, desto grösser der Einfluss auf die ungeschlechtliche Vermehrung und zwar bei einer Temperatur von 14—18 Grad, wie sie in unseren Breiten während eines grossen Teiles des Jahres herrscht. Die Ursachen, dass Hydren aus dem Stadium der Knospung zur geschlechtlichen Fortpflanzung übergingen, glaube ich, den Ergebnissen meiner Versuche entsprechend, allein auf die Temperaturerniedrigungen zurückführen zu müssen. Denn sowohl hungernde wie

gefütterte Tiere fingen bei niedriger Temperatur an Hoden zu bilden, gefütterte sogar in stärkerem Masse als hungernde.

Diese Resultate würden mit den Verhältnissen an im Freien gefundenen Tieren übereinstimmen, wo nach Beobachtungen früherer Forscher geschlechtsreife Tiere stets im Anfang des Frühjahrs und im Herbste gefunden werden. Temperaturen von 8—10 Grad scheinen demnach besonders geeignet zu sein die Bildung des interstitiellen Zellenlagers, aus dem die Geschlechtszellen entstehen, zu fördern und dieses in Wucherung zu versetzen. Es seien hier gleich einige Bemerkungen eingefügt über die Lokalisation der Geschlechtsorganbildung. Nach den bisherigen Beobachtungen sollen die Hoden stets unterhalb der Tentakel entstehen und bei hermaphroditen Tieren auf diese Zone beschränkt bleiben. Die Tiere meiner sämtlichen Kulturen, welche allerdings nie hermaphrodit waren, zeigten ein anderes Verhalten; zwar entstanden die Hoden in der Regel zuerst am oberen Teile des Körpers. Bei ungenügender Nahrungszufuhr bleiben sie auch auf diesen Teil des Körpers beschränkt, bei reichlicher Nahrung dagegen verbreiteten sie sich aber von hier aus sehr rasch über den ganzen Magenteil. Oftmals konnte ich ausserdem bemerken, dass schon im Entstehen der ganze Körper bis an die Grenze des Stieles wellenförmig anschwoll, so dass eine bestimmte Entstehungszone überhaupt nicht wahrzunehmen war. Zuweilen kam es auch vor, dass eine Hydra so mit Hodenbläschen bedeckt war, dass das Ectoderm einer zusammengeflossenen milchigen höckerigen Decke ähnlich war. Von Interesse ist auch die Beziehung der Geschlechtsorganbildung zur Lebensfähigkeit der Tiere.

Stets ging der Bildung von Geschlechtsprodukten eine auffallende Veränderung bei dem Tiere voraus, ein zeitweiliger Stillstand der Nahrungsaufnahme, Depressionen ähnliche Erscheinungen, welche die ungeschlechtliche Vermehrung herabsetzen, und dunklere, zeitweilig auch rötliche Färbung des Magenteils.

Diese Veränderungen haben frühere Forscher zu der Behauptung veranlasst, dass Hydren durch die Entwicklung

von Geschlechtsorganen konsumiert werden, und dass sie nach Verlauf der Geschlechtstätigkeit absterben. In dieser Fassung ist die Behauptung nach meinen Beobachtungen nicht richtig. Wohl kann es vorkommen, dass die Tiere von den vorhergehenden Depressionserscheinungen oder in Folge zu stürmisch eintretender Entwicklung von Geschlechtsprodukten zu Grunde gehen; dass jedoch das Absterben nicht eine unbedingte Folge der Geschlechtsproduktion ist, beweisen meine noch folgenden Kulturen, in welchen sich die hodentragenden Tiere nicht nur wieder auf ungeschlechtlichem Wege vermehrten, sondern auch unter der Einwirkung von Kälte zu erneuter Geschlechtsproduktion übergingen, wie wir im nächsten Abschnitt noch sehen werden.

Es ist somit nicht ausgeschlossen, dass gerade in der Zeit der Geschlechtstätigkeit eine grosse Sterblichkeit beobachtet wird, bedingt durch die vorhergehenden Veränderungen im Gleichgewichte des Organismus. Haben die Tiere jedoch die Entwicklung der Geschlechtsorgane erreicht, so waren dieselben kein Hindernis für die weitere Vermehrung durch Knospen. Auffallend ist bei meinen Resultaten, dass immer nur männliche Geschlechtsprodukte gebildet wurden. Ich musste mit der Möglichkeit rechnen, dass die Art meines Experimentierens hieran Schuld gewesen ist. Darin lag zugleich die Aufforderung die Art meiner Versuche zu ändern. Nachdem nun in sämtlichen bereits aufgeführten Versuchen weibliche oder hermaphrodite Tiere nie zum Vorschein kamen, habe ich versucht eine grössere Anzahl der Tiere abwechselnd tagsüber in gewöhnlicher Temperatur und nachts in der Kälte von 8—9 Grad zu halten. Auch hier kam es vereinzelt nur zur Bildung von Hoden. Da es also in meinen Kulturen nur zur Entwicklung männlicher Geschlechtsorgane gekommen ist und dabei der Einfluss von niedrigen Temperaturen auf die Bildung derselben ausser allem Zweifel steht, sind die von mir beobachteten Tiere entweder diöcisch und zwar rein männlichen Geschlechts gewesen oder es waren die Versuchsbedingungen nicht die für die Eibildung geeigneten. Darüber

werden erst fortgesetzte Kulturen zu entscheiden haben, ob die Bedingungen der Kälte allein oder eine bereits vorhandene Anlage der ursprünglichen Muttertiere die Ursache dieser Erscheinung gewesen ist. Vorderhand halte ich es für wahrscheinlich, dass meine sechs ursprünglichen Ausgangstiere männlich veranlagt waren.

5. Verhalten der Versuchstiere nach Ablauf der Geschlechtsperiode.

Ein letzter Punkt, welcher Beachtung verdient, ist das Verhältnis der Geschlechtstätigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Einmal fragt es sich, ob die Entwicklung der Geschlechtsprodukte stets erst nach Ablauf der Knospenperiode eintreten kann oder ob Hydra imstande ist, sich gleichzeitig geschlechtlich und ungeschlechtlich zu vermehren. Wir haben bereits im vorhergehenden gesehen, dass letzteres nie der Fall ist. Der Knospungsprozess hört auf, sobald die Gonadenbildung beginnt. Eine andere Frage ist, ob geschlechtsreife Hydren noch die Fähigkeit besitzen, sich von neuem durch Knospen zu vermehren. Die herrschende Auffassung ist ja wohl, dass die Tiere nach der Geschlechtsproduktion dem Tode geweiht sind. Ich habe aber oben schon kurz erwähnt, dass in meinen Kältekulturen nach Ablauf der Hodenbildung die Tiere wieder zu knospen begannen. Es entstanden noch während der Ausreife der Hoden die Knospen auch in der Kälte. Doch traten die ersten Knospen bei diesen Hydren nicht an der gewöhnlichen Stelle auf, sondern sie kamen im mittleren Abschnitt des Körpers zwischen den Hoden zum Vorschein, je nach dem Reichtum an Nahrung in grösserer oder geringerer Anzahl. Ihre Anlage folgte in demselben Rhythmus, wie ich es schon früher geschildert habe. Die Knospen folgten aufeinander in regelmässigen Abständen, jede neu entstehende von der vorangegangenen durch einen Zwischenraum getrennt, der etwa 120 Grad des Umfangs der Hydra entsprach, zugleich auch etwas höher gestellt. Noch während diese obere

spirale Reihe von Knospen entstand, entwickelte sich eine untere, deren Gegend der normalen Knospenzone entsprach, so dass vorübergehend zwei Knospenzonen existierten. Der einzige, welcher auf diese abnorme Anlage von Knospen in der Mittelregion des Körpers zur Zeit der Hodenbildung aufmerksam gemacht hat, ist Laurent, er nannte sie „Bourgeons exceptionels"; ich werde sie als akzessorische Knospen bezeichnen.

Um ihre Entwicklung genauer zu studieren, brachte ich am 8. März drei mit Hoden dick besetzte Tiere aus einer schwach angefütterten Kältekultur in ein Glas für sich. Vom 26. März ab wurde jedes Tier isoliert und bei gewöhnlicher Temperatur bei guter Fütterung weitergezüchtet. Eines der Tiere begann schon am 14. März eine Knospe zu bilden, am 18. März folgte eine zweite Knospe nach. Im Laufe der folgenden Woche begann auch bei den zwei anderen Tieren die Knospung. Als ich am 26. März die isolierten Tiere genauer kontrollierte, trug das in der Knospung am weitesten vorgeschrittene Exemplar (Fig. 8) noch sieben Reste von Hodenbläschen, dazu sechs grössere Knospen und zwei Knospenanlagen. Indem ich nun versuchte, die Knospen in der gesetzmässigen Weise, wie sie für die Hydraknospung gilt, zu gruppieren, wollten die zwei unteren sich dem Stellungsgesetze nicht fügen, indem sie an Grösse den folgenden zwei höhergestellten nachstanden. Offenkundig bildeten sie, womit auch ihr beiderseitiges Grössenverhältnis übereinstimmte, die Anfänge zu einer zweiten tiefergestellten Spirale.

Der Umstand, dass die dritte isolierte Hydra in der Knospung noch weit zurück war, ermöglichte mir die gewonnene Auffassung, dass Hydren, welche von der Hodenbildung wieder neu in eine Knospenperiode übergehen, eine doppelte Knospenspirale anlegen, genauer zu prüfen. Am 26. März hatte die betreffende Hydra nur eine gut entwickelte Knospe, die gemäss ihrer Stellung auf halber Höhe des Muttertieres mitten unter den in grosser Zahl noch vorhandenen Hodenbläschen offenbar den Anfang einer oberen Knospenspirale

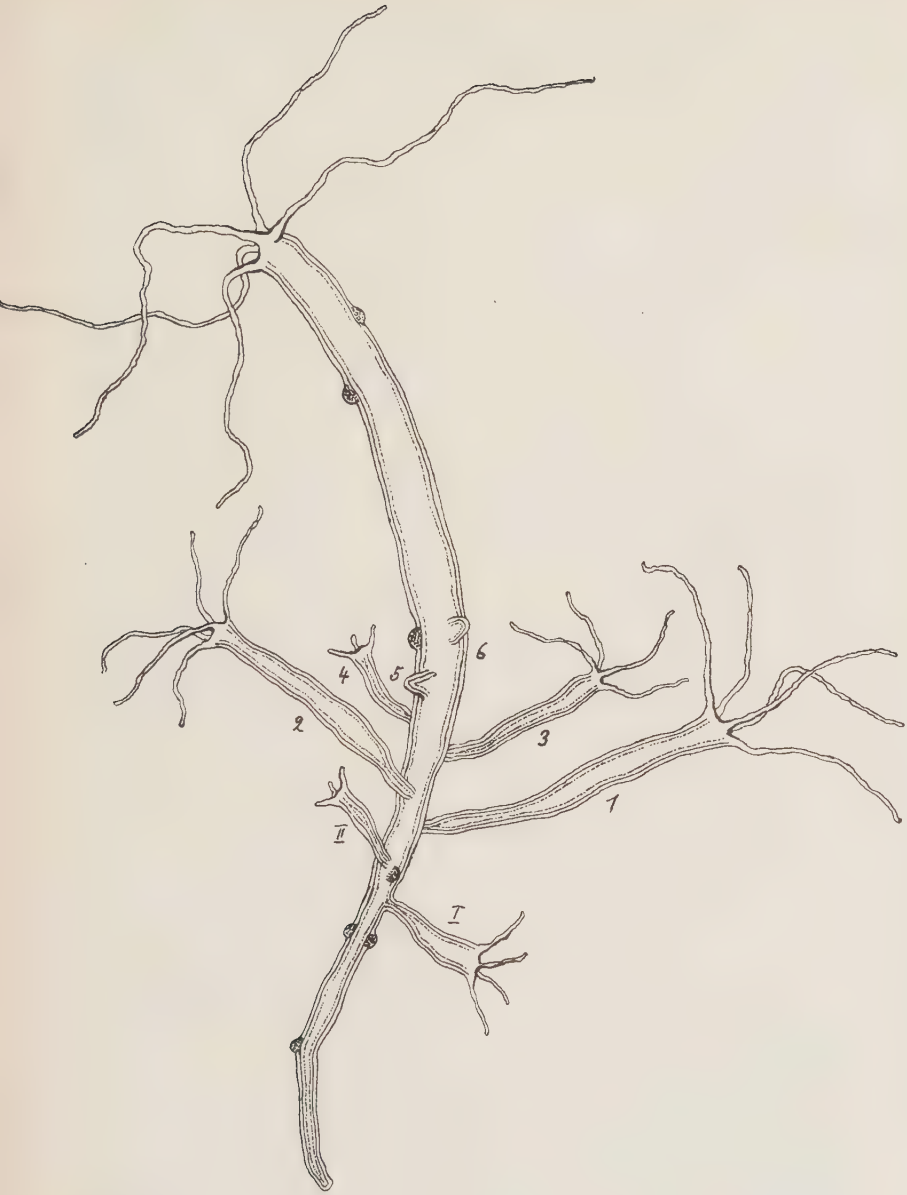

Fig. 8.

bildete (Fig. 9); ausserdem war in der regulären Entfernung etwas höher die erste Anlage einer zweiten Knospe vorhanden. Zwei Tage später war diese junge Knospe herangewachsen und besass schon vier Tentakeln, eine dritte Knospe war weit unterhalb der ersten als Anfang einer zweiten unteren Spirale aufgetreten (Fig. 10). Ein grosser Teil der Hoden war geschwunden (Fig. 11). Drei Tage später waren nur noch wenige Hodenbläschen in rudimentärer Form vorhanden. Zu den zwei Knospen der oberen Spirale war eine dritte, in der Entwicklung ziemlich weit vorgerückte Knospe hinzugetreten, desgleichen zu der ersten nunmehr mit Tentakeln versehenen Knospe der unteren Spirale die junge Anlage einer zweiten Knospe. Nachdem ich in der geschilderten Weise die Existenz einer doppelten Knospungszone erwiesen hatte, habe ich mich wiederholt von der Richtigkeit meiner Anschauungen durch genaue Untersuchung mit Hoden ausgerüsteter und neuerdings in Knospung eingetretener Hydren überzeugt.

Fig. 9.

Es gilt nun eine letzte Frage zu entscheiden, ob Tiere, welche Hoden entwickelt haben, durch Knospung eine Nachkommenschaft erzeugen können, welche unter geeignete Bedingungen versetzt, abermals in Geschlechtsbildung übergehen.

Zu diesem Zweck benützte ich eine Kultur, welche vom 2.—13. Februar im Zimmer gehungert hatte. Dieselbe wurde am 13. Februar aufs neue angefüttert und tags darauf in die Kälte übertragen. Da die Tiere infolge des Übertragens in die Kälte sich stark aufblähten, fütterte ich bis zum 20. wenig, von da ab in gewohnter Weise. Die Tiere nahmen ein dunkleres Aussehen an, zum Teil fingen sie an, sich durch Knospung zu vermehren, zum Teil, und zwar die Tiere, welche das dunkelste Kolorit hatten, gingen sie in Hodenbildung über. Nachdem der Höhepunkt der geschlechtlichen Entwicklung überschritten war und die mit reifen Hoden bedeckten Tiere wieder zu knospen anfingen, entnahm ich am 14. März ein Exemplar, versetzte es zurück in gewöhnliche Zimmertemperatur und fütterte es mässig weiter. Das Tier hatte nach vier Tagen zwei, nach weiteren zwei Tagen vier Knospen. Am 27. d. Mts. waren zwei Knospen abgelöst, die Hoden vollständig verschwunden.

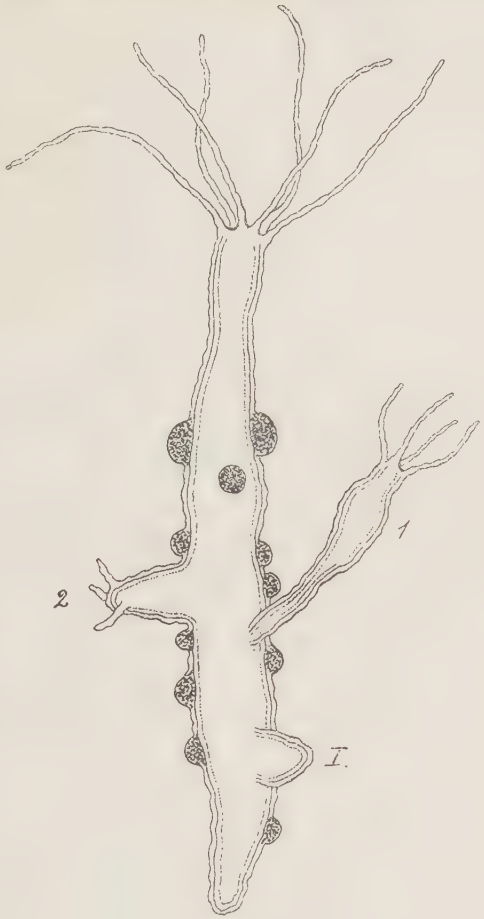

Fig. 10.

Am 2. April trat eine neue Knospe auf. Nach weiteren drei Tagen waren drei Knospen losgelöst, am Tiere selbst

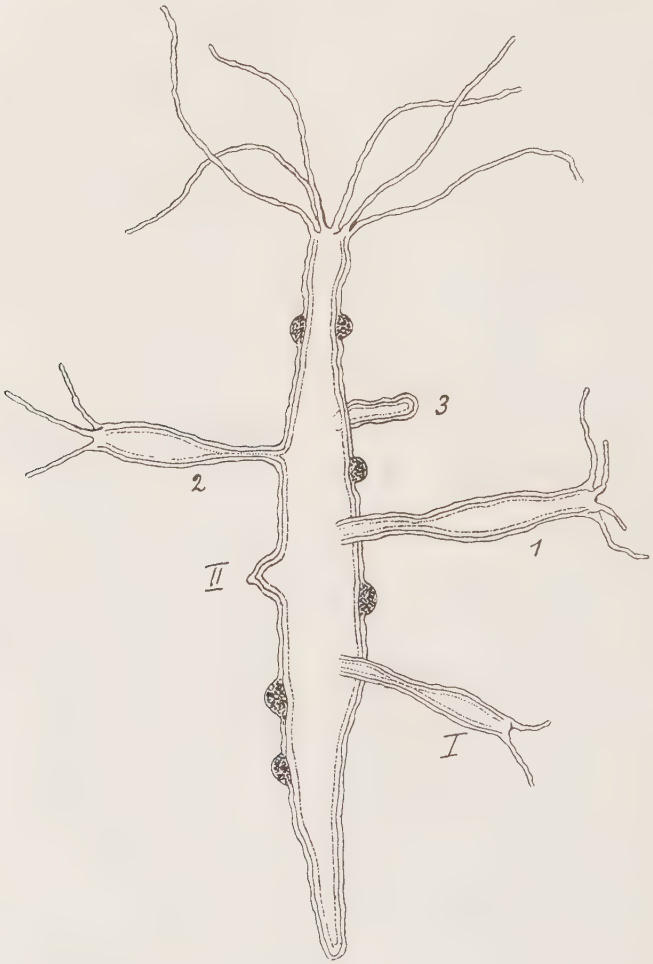

Fig. 11.

drei ausgebildet, und drei im Entstehen begriffen. Am 9. konnte ich zwölf Knospen an diesem Tiere wahrnehmen. Am 14. April, also nach 30 Tagen hatte diese Hydra,

trotzdem sie kurz vorher eine Geschlechtsperiode durchgemacht hatte, sich so vermehrt, dass ich in der Kultur zehn Tiere ohne Knospen, vier mit einer Knospe, sechs mit zwei, zwei mit drei und eins (das Muttertier) mit vier Knospen, also im ganzen 23 Tiere mit 26 Knospen zählen konnte. Im weiteren Verlaufe bei gleichbleibender Fütterung war bis zum 20. ausser der steten Vermehrung durch Knospen und der schon mehrmals erwähnten Verlängerung des Stieles nichts zu vermerken. Am 28. April in eine Temperatur von 11 Grad zurückversetzt, begannen die Tiere Depressionserscheinungen zu zeigen. Die Knospen lösten sich langsam ab, allmählich hörten die Tiere auch auf zu fressen, obschon ein Überfluss an Nahrung verhanden war. Kurz, es machte den Eindruck, als ob die Kultur aussterben wollte. Zwischen dem 20. und 31. Mai erholte sich jedoch ein grosser Teil wieder. Bei dieser in Erholung begriffenen Kultur entwickelten mehrere Tiere Hoden, als eine weitere Herabsetzung der Temperatur auf 9 Grad eintrat. In ähnlicher Weise habe ich wiederholt feststellen können, dass Hydren, welche in der Kälte Hoden entwickelten und sich in der Zimmertemperatur aufs neue durch Knospung vermehrt hatten, bei erneuter Kälteeinwirkung abermals Hoden lieferten. In einem Falle ist es mir sogar gelungen drei Geschlechtsperioden mit demselben Material zu erzielen.

Wenn wir also die Ergebnisse dieses Abschnittes noch zusammenfassen, so hat sich gezeigt, dass nach einer Geschlechtsperiode wieder vegetative Vermehrung eintreten kann und zwar bereits in der Kälte, dass ferner unter Umständen mehrere geschlechtliche und ungeschlechtliche Perioden aufeinander folgen können, und dass die neuen Knospen zwischen den noch vorhandenen Hoden auftreten, wodurch das Bild einer Hodenbildung auf einer Knospe vorgetäuscht werden kann. Dieses Auftreten der neuen Knospen in Form der Bourgeons exceptionels ist die Regel. Später bei fortgesetzter Fütterung kann auch wieder eine untere Knospungszone in Tätigkeit treten, welche der normalen Knospungszone entspricht.

Zum Schlusse entledige ich mich noch der angenehmen Pflicht, Herrn Geheimen Hofrat Professor Dr. R. Hertwig, sowie Herrn Privatdozent Dr. R. Goldschmidt verbindlichst zu danken für das gütige Interesse, die freundliche Anregung und die vielfachen Ratschläge, welche sie meinen Arbeiten zuteil werden liessen.

Literatur.

1880. G. Asper. Beiträge zur Kenntnis der Tiefseefauna der Schweizer Seen. Zool. Anz. Jahrg. 3.

1891. A. Brauer. Über Entwicklung von Hydra. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie 52. 2.

1904. G. Calkins. Studies on the life of Protozoa. The life of Paramaecium caudat. Journ. of exper. Zoologie Bd. 1.

1905. E. R. Downing. The Spermatogenesis of Hydra. Zool. Jahrb. Abt. für Ontog. und Anat. der Tiere, Bd. 21.

1899. Yves Delage. Traité de Zoologie concrète. Bd. 2.

1853. A. Ecker. Entwicklungsgeschichte der grünen Armpolypen. Freiburg.

1836. Ehrenberg. Abhandlung der Berliner Akademie.

1888. M. Greenwood. Digestion in Hydra. The Journal of Physiologie Bd. 8. S. 317—344 mit zwei Tafeln.

1879. W. Haacke. Zur Speciesunterscheidung in der Gattung Hydra. Zool. Anz. 2. Jahrg. 1879 No. 43.

1899. R. Hertwig. Über das Wechselverhältnis von Kern und Plasma. Sitzb. Gesellsch. f. Morph. und Phys. in München.

1903. R. Hertwig. Über das Wechselverhältnis von Kern und Plasma. München.

1904. R. Hertwig. Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschr. f. Häckel, Jena. (G. Fischer.)

1906. R. Hertwig. Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Festschrift für Rosenthal.

1882. C. Jickeli. Über Hydra. Zool. Anz. Jahrg. 5. S. 491.

1872. N. Kleinenberg. Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig.

1844. Laurent. Zoophytologie in: Vaillant, voyage autour du monde sur la Bonite. Nouvelles recherches sur l'Hydre. Paris.

1882. W. Marshall. Über Lebenserscheinungen der Süsswasserpolypen und über eine neue Form der Hydra viridis. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 37.

1887. M. Nussbaum. Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29.

1766. Pallas. Elenchus Zoophytorum. Hagae Comitum.

1907. M. Popoff. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszelle der Metazoen. Arch. f. Protistenkunde.

1906. H. Prandtl. Die Konjugation von Didinium nasutum. O. F. M. Archiv f. Protistenkunde 7. Bd.

1755. A. J. Rösel von Rosenhof. Insektenbelustigungen. Teil 3. Nürnberg.

1906. Schultz. Über Hungererscheinungen bei Hydra. Arch. Entw. Mech. Vol. 21.

1744. A. Trembley. Memoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce.

1890. R. Zoja. Algune Richerche morfologiche e filosofiche sull 'Hydra. Pavia.

Lebenslauf.

Ich bin geboren zu Nürnberg am 2. Februar 1854, besuchte dortselbst mehrere Jahre die Volksschule, bevor ich in die Lateinschule eintrat, welche ich dann im Jahre 1870 absolvierte. Hierauf erlernte ich die Apothekerkunst in Nürnberg und erwarb mir im Juli 1873 in der damit verbundenen Prüfung die Note I (vorzüglich). Die vorgeschriebene Servierzeit verbrachte ich in Nürnberg, Zürich, Aigle und Stettin, worauf ich die Universität Erlangen bezog. Nach Beendigung der gesetzlichen Studienzeit bestand ich das Staatsexamen im Dezember 1877 mit dem Prädikate I (sehr gut). Vom Januar 1878 ab, diente ich als Militärpharmazeut ein Jahr im Garnisonslazarett zu Nürnberg. Nach Ablauf dieses Jahres wurde ich zum Unterapotheker der Reserve mit dem Qualifikationsattest zum Oberapotheker befördert. Während der Jahre 1879/81 war ich als erster Apotheker am deutschen Spital in London angestellt, die Jahre 1881/86 in der damals bedeutendsten Apotheke zu Manila tätig. Das Jahr 1887 verwendete ich zu Reisen in Japan, Amerika und Europa. Seit dieser Zeit lebe ich, einige Reisen nach Europa ausgenommen, in Manila und Cebú (Philippinen). In Cebú, wo ich eine Apotheke besitze, verblieb ich vom Jahre 1894 ständig bis 1901, um welche Zeit ich erholungshalber nach München kam. Hier benützte ich mit Ausnahme von 18—20 Monaten, welche ich zu zwei Reisen nach Cebú verbrauchte, die Zeit, anfangs meine in Cebú angelegte Conchiliensammlung zu bestimmen, später zu eingehenderen Studien der Zoologie.

A. Krapfenbauer, Apotheker.